ISSN 0753-4973

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY





May 1992



Volume 10, N° 1



International Society for the Study and Conservation of Amphibians
(International Society of Batrachology)

SEAT

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens, Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

BOARD FOR 1992

President: Raymond F. LAURENT (Tucumán, Argentina).
General Secretary: Alain DUBOIS (Paris, France).
Treasurer: Dominique PAYEN (Paris, France).
Assistant Secretary, Europe: Günter GOLLMANN (Wien, Austria).
Assistant Treasurer, Europe: Annemarie OHLER (Paris, France).
Assistant Secretary, outside Europe: David B. WAKE (Berkeley, U.S.A.).
Assistant Treasurer, outside Europe: Janalee P. CALDWELL (Norman, U.S.A).
Other members of the Board: Jean-Louis FISCHER (Paris, France); Roy W. MCDIARMID (Washington, U.S.A.); James I. MENZIES (Boroko, Papua New Guinea).

TARIFFS 1992

	Individuals	Institutions
Subscription to *Alytes* alone	250 FF / 50 $	500 FF / 100 $
Subscription to *Alytes* + membership of ISSCA and subscription to *Circalytes*	270 FF / 54 $	540 FF / 108 $

Circalytes is the internal information bulletin of ISSCA.
Back issues of *Alytes* and *Circalytes* are available: prices can be provided upon request by our Secretariat.

Five-years (1992-1996) individual subscription to *Alytes*: 1000 FF / 200 $.
Life individual subscription to *Alytes* from 1992 on: 5000 FF / 1000 $.
Patron life individual subscription to *Alytes* from 1992 on: 10000 FF / 2000 $ *or more*.

Inclusive Section or Group affiliation to ISSCA: 250 FF / 50 $.
Individual subscription to the ISSCA Board Circular Letters: 200 FF / 40 $.

MODES OF PAYMENT

– In French Francs, by cheques payable to "ISSCA", sent to our Secretariat (address above). If you wish to pay by "Eurocheques", please add 20 FF to your payment.
– In French Francs, by direct postal transfer to our postal account: "ISSCA", Nr. 1-398-91 L, Paris.
– In U.S. Dollars, by cheques payable to "ISSCA", sent to Janalee P. CALDWELL, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 73019, U.S.A.

ALYTES

INTERNATIONAL JOURNAL OF BATRACHOLOGY

May 1992 **Volume 10, N° 1**

Alytes, 1992, **10** (1): 1-29.

El carpo de los anuros

Marissa FABREZI

Becaria del CONICET, Anatomía Comparada,
Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta,
Buenos Aires 177, 4400 Salta, Argentina

Ten carpal morphologies in anuran adults are defined on the basis of fusions of individual carpal elements; development sequences are described for three of them. The results show that adult carpal morphology in anurans is not a valid character in phylogenetic analysis since identical adult morphologies differ in the number of embryonal components that will constitute the ulnar, radial and *y* element.

INTRODUCCIÓN

El origen y la evolución del miembro de los tetrápodos es un tema que desde siempre ha despertado el interés de anatomistas y taxónomos y, a pesar de la gran cantidad de estudios realizados, todavía existen problemas sin resolver, especialmente en la interpretación de las homologías del autopodio.

Recientemente, SHUBIN & ALBERCH (1986) han planteado una hipótesis sobre el desarrollo de la extremidad de los tetrápodos que explica las distintas morfologías como consecuencia de una serie de procesos morfogenéticos que afectan a primordios cartilaginosos e implican ramificaciones ("branching"), segmentaciones y condensaciones *de novo* que conducen a la diferenciación de elementos individuales en un patrón general para cada taxón; mientras que procesos tales como fusiones y heterocronías determinarían la aparición de morfologías particulares en cada taxón.

En el caso de la extremidad anterior de los anuros, SHUBIN & ALBERCH (1986) han propuesto un modelo de desarrollo tentativo, a partir del cual se podrían reconocer las variaciones, e incluso emitir hipótesis de polaridad para ellas. Ellos reconocieron en el desarrollo del autopodio anterior de algunas especies, especialmente *Xenopus laevis*, dos esbozos cartilaginosos: postaxial y preaxial. El esbozo postaxial es distal a la ulna y en relación a el se originan, por ramificación y segmentación, el ulnar, los carpales distales 5,



4, 3 y 2, los metacarpales IV a II y las falanges, mientras que el metacarpal V se origina por condensación *de novo*. El esbozo preaxial es distal al radio y de el se originan, por segmentación, nunca por ramificación, el radial, el elemento *y* y el prepollex. Este modelo de desarrollo conduce a la determinación de la morfología carpal definitiva de *Xenopus laevis*, pero en otras especies pueden ocurrir fusiones primarias (no segmentación de elementos de un mismo esbozo) o fusiones secundarias (asociación de elementos independientes del mismo o distintos esbozos) que conducen a la determinación de las distintas morfologías observables.

Con estos argumentos, se podría plantear que aquellas morfologías que presentan elementos fusionados son apomórficas con respecto a aquellas que los presentan en forma individual. Aunque sin basarse en idénticos argumentos, otros autores (Laurent, 1940 a-b, 1941, 1942 a-b, 1944; Liem, 1970; Laurent & Fabrezi, 1985, 1990; Cannatella & Trueb, 1988 a-b) han polarizado la morfología carpal adulta en algunos taxones, considerando que la reducción en el número de carpales individuales corresponde a estados apomórficos. Sin embargo, todavía es incompleta la información acerca de la morfología carpal en algunos taxones, hecho que no permite realizar inferencias sobre aspectos evolutivos de la misma en el orden. En el presente trabajo se analiza la morfología carpal en especímenes adultos de distintas especies con el propósito de completar la información para todo el orden y se revisan secuencias de desarrollo carpal en especies neotropicales, considerando que toda esta información permitiría elaborar alguna hipótesis de la evolución del carpo en los anuros.

Material y método

Se analizaron especímenes larvales y adultos de diferentes especies de anuros. La selección de los estadios larvales fue realizada utilizando la tabla de desarrollo de Gosner (1960) y se consideraron larvas en edades comprendidas entre el 32 y 42 que corresponden a la diferenciación de las extremidades (aunque no se analizó la serie completa en todos los casos). Todos los ejemplares que se revisaron se encuentran depositados en la Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo y la Colección personal del Dr. Raymond F. Laurent, figurando en el Apéndice I el número identificatorio para cada especie.

Las preparaciones osteológicas se obtuvieron siguiendo la técnica de Wassersug (1976). Las observaciones se realizaron en lupa binocular y microscopio de contraste de fases (para los preparados larvales). Los esquemas se realizaron utilizando cámara clara adaptada a la lupa. Las fotografías se tomaron bajo microscopio.

Resultados

Para lograr mayor claridad en el detalle de los resultados obtenidos en la revisión de morfologías carpales adultas y de desarrollo carpal, se dividen los resultados en dos partes.

MORFOLOGÍAS CARPALES ADULTAS

El análisis del carpo en especímenes adultos de diferentes especies, más la información existente en la bibliografía, permiten definir diez morfologías diferentes del carpo (sin considerar variaciones a nivel del prepollex). Cada una de ellas es descripta a continuación, detallándose las especies en las que se presentan y los registros previos.

Morfología A (fig. 1a)

Existen ocho elementos carpales individuales: ulnar, carpal distal 5, carpal distal 4, carpal distal 3, carpal distal 2, radial, elemento *y* y elemento proximal del prepollex.

Observada en: *Alytes cisternasii*, *A. obstetricans*, *Discoglossus pictus*, *Pelobates cultripes*, *Scaphiopus couchii*, *Xenopus fraseri*, *X. laevis victorianus*, *X.* sp.

Descripta en: Discoglossidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978); Leiopelmatidae (RITLAND, 1954; ANDERSEN, 1978); Pelobatidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978); Pipidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978; DE SAINT-AUBIN, 1981; SHUBIN & ALBERCH, 1986; CANNATELLA & TRUEB, 1988 a-b); Rhinophrynidae (ANDERSEN, 1978; CANNATELLA & TRUEB, 1988 a-b).

Morfología B (fig. 1b)

Existen siete elementos carpales individuales: ulnar, carpal distal 5-4, carpal distal 3, carpal distal 2, radial, elemento *y* y elemento proximal del prepollex.

Observada en: *Telmatobufo venustus*, *Crinia signifera*, *Taudactylus diurnus*, *Pelodytes punctatus*.

Descripta en: Arthroleptidae (Hyperoliinae y Astylosterninae) (LAURENT, 1940, 1941 a, 1942 a, 1944; LIEM, 1970; DREWES, 1984; LAURENT & FABREZI, 1985, 1990); Myobatrachidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; ANDERSEN, 1978; DAVIES, WATSON & MILLER, 1987); Pelodytidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888); Sooglossidae (LAURENT, ined.).

Morfología C (fig. 1c)

Existen seis elementos carpales individuales: ulnar, carpal distal 5-4-3, carpal distal 2, radial, elemento *y* y elemento proximal del prepollex.

Observada en: *Atelopus pachyrhinus*, *Bufo arenarum*, *B. funereus berghei*, *B. regularis*, *Melanophryniscus r. rubriventris*, *Gastrotheca gracilis*, *Argenteohyla siemersii*, *Hyla minuta*, *H. nana*, *H. pulchella*, *H. p. andina*, *H. raniceps*, *Hyla* sp., *Ololygon nasica*, *Phrynohyas venulosa*, *Agalychnis callidryas*, *Phyllomedusa hypochondrialis*, *P. sauvagii*, *Ceratophrys cranwelli*, *Chacophrys pierottii*, *Lepidobatrachus laevis*, *Crossodactylus gaudichaudi*, *Hylodes nasus*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. laticeps*, *L. ocellatus*, *Physalaemus biligonigerus*, *P. santafecinus*, *Pleurodema borellii*, *P. cinerea*, *P. tucumana*, *Eleutherodactylus discoidalis*, *Hylorina sylvatica*, *Insuetophrynus acarpicus*, *Odontophrynus americanus*, *O. lavillai*, *O. occidentalis*, *Syrrhophus nivicolimae*, *Dermatonotus muelleri*, *Elachistocleis bicolor*, *Gastrophryne carolinensis*, *G. olivacea*, *Hypopachus variolosus*, *Phrynomantis bifasciatus*, *Lechrio-*

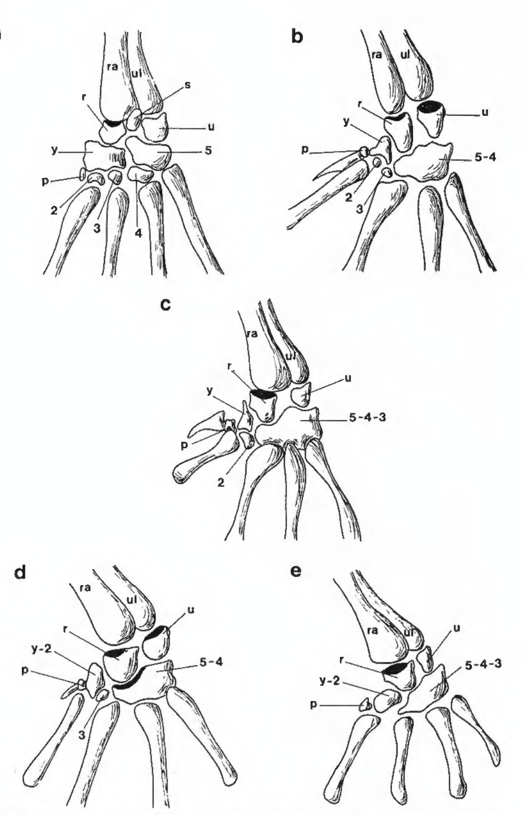


Fig. 1. — (a) Morfología carpal A, *Xenopus laevis victorianus*. (b) Morfología carpal B, *Leptopelis christyi* (tomado de LAURENT & FABREZI, 1990). (c) Morfología carpal C, *Hyla minuta*. (d) Morfología carpal D, *Arthroleptis adolfifriederici* (tomado de LAURENT & FABREZI, 1990). (e) Morfología carpal E, *Leptodactylus mystacinus*. Abreviaturas: ver Apéndice II.

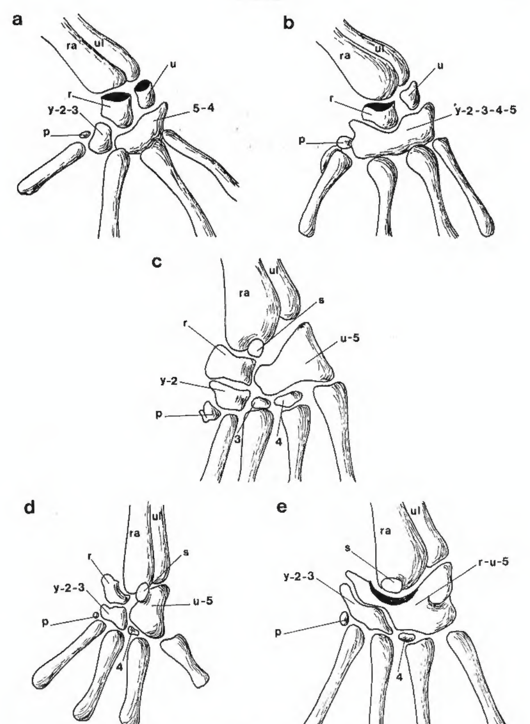


Fig. 2. — (a) Morfologia carpal F, *Schoutedenella sylvatica* (tomado de LAURENT & FABREZI, 1990). (b) Morfología carpal G, *Phrynobatrachus natalensis* (tomado de LAURENT & FABREZI, 1990). (c) Morfologia carpal H, *Pipa carvalhoi*. (d) Morfologia carpal I, *Hymenochirus boettgeri camerunensis*. (e) Morfologia carpal J, *Pipa parva*. Abreviaturas: ver Apèndice II.

dus fletcheri, *Limnodynastes dumerilii*, *L. spenceri*, *L. tasmaniensis*, *Megistolotis lignarius*, *Neobatrachus pictus*, *Lysapsus l. limellus*, *Pseudis paradoxa*, *Chiromantis rufescens*, *Rhinoderma darwinii*.

Descripta en: Arthroleptidae (Astylosterninae) (Laurent & Fabrezi, 1990); Brachycephalidae (Andersen, 1978); Bufonidae (Howes & Ridewood, 1888; Andersen, 1978); Dendrobatidae (Howes & Ridewood, 1888); Hylidae (Howes & Ridewood, 1888; Andersen, 1978); Leptodactylidae (Howes & Ridewood, 1888; Andersen, 1978); Myobatrachidae (Howes & Ridewood, 1888; Andersen, 1978); Ranidae (Howes & Ridewood, 1888; Laurent, 1940, 1941 b; Andersen, 1978; Laurent & Fabrezi, 1990); Rhinodermatidae (Howes & Ridewood, 1888); Sooglossidae (Laurent, ined.).

Morfologia D (fig. 1d)

Existen seis elementos carpales individuales: ulnar, carpal distal 5-4, carpal distal 3, elemento *y*-carpal distal 2, radial y elemento proximal del prepollex.

Descripta en: Arthroleptidae (Arthroleptinae) (Laurent, 1940, 1941 a, 1942 a; Laurent & Fabrezi, 1985, 1990).

Morfologia E (fig. 1e)

Existen cinco elementos carpales individuales: ulnar, carpal distal 5-4-3, elemento *y*-carpal distal 2, radial y elemento proximal del prepollex.

Observada en: *Colostethus subpunctatus*, *Phyllobates pictus*, *Leptodactylus bufonius*, *L. elenae*, *L. fuscus*, *L. gracilis*, *L. latinasus*, *L. mystacinus*, *L. podicipinus*, *Breviceps mossambicus*, *B. poweri*.

Descripta en : Dendrobatidae (Andersen, 1978); Ranidae (Laurent & Fabrezi, 1990).

Morfologia F (fig. 2a)

Existen cinco elementos carpales individuales: ulnar, carpal distal 5-4, elemento *y*-carpal distal 3-2, radial y elemento proximal del prepollex.

Descripta en: Arthroleptidae (Arthroleptinae) (Laurent, 1940; Laurent & Fabrezi, 1985, 1990).

Morfologia G (fig. 2b)

Existen cuatro elementos carpales individuales: ulnar, elemento *y*-carpal distal 5-4-3-2, radial y elemento proximal del prepollex.

Observada en: *Hemisus g. guineensis*.

Descripta en: Hemisotidae (Laurent, 1940); Microhylidae (Howes & Ridewood,

1888; ANDERSEN, 1978); Ranidae (Phrynobatrachinae) (LAURENT, 1940, 1941 b; LAURENT & FABREZI, 1985, 1990).

Morfología H (fig. 2c)

Existen seis elementos carpales individuales: ulnar-carpal distal 5, carpal distal 4, carpal distal 3, elemento *y*-carpal distal 2, radial y elemento proximal del prepollex.

Observada en: *Pipa carvalhoi.*

Descripta en: Pipidae (HOWES & RIDEWOOD, 1888; CANNATELLA & TRUEB, 1988 a-b).

Morfología I (fig. 2d)

Existen cinco elementos carpales individuales: ulnar-carpal distal 5, carpal distal 4, elemento *y*-carpal distal 3-2, radial y elemento proximal del prepollex.

Observada en: *Hymenochirus boettgeri camerunensis.*

Descripta en: Pipidae (CANNATELLA & TRUEB, 1988 a-b).

Morfología J (fig. 2e)

Existen cuatro elementos carpales individuales: radial-ulnar-carpal distal 5, carpal distal 4, elemento *y*-carpal distal 3-2 y elemento proximal del prepollex.

Observada en: *Pipa parva.*

Descripta en: Pipidae (CANNATELLA & TRUEB, 1988 a-b, aunque se describe la presencia de carpal distal 3 en forma libre).

ALGUNOS EJEMPLOS DE DESARROLLO CARPAL

Las observaciones realizadas en especímenes larvales sobre desarrollo carpal, muestran diferencias interespecíficas, aún en el caso de especies cuyos adultos presentan morfologías semejantes, que no permiten generalizar un patrón único de desarrollo carpal.

Variaciones observadas durante el desarrollo en especies cuyos adultos presentan la morfología carpal C

Pleurodema cinerea

En el estadio más temprano observado se encuentran diferenciados: ulnar, radial, carpal distal 5-4 y los esbozos de los metacarpales V y IV, éste último en mayor grado (fig. 3a y 5). Posteriormente aparecen en forma secuencial: carpal distal 3 y metacarpal III, carpal distal 2, elemento *y* y metacarpal II (fig. 3b). A continuación y simultáneamente con la diferenciación del elemento proximal del prepollex, se produce la fusión del carpal distal 3 con el carpal distal 5-4 (fig. 3c). En el estadio 42 de GOSNER (1960), ya se reconoce la morfología observada en el adulto (fig. 3d).

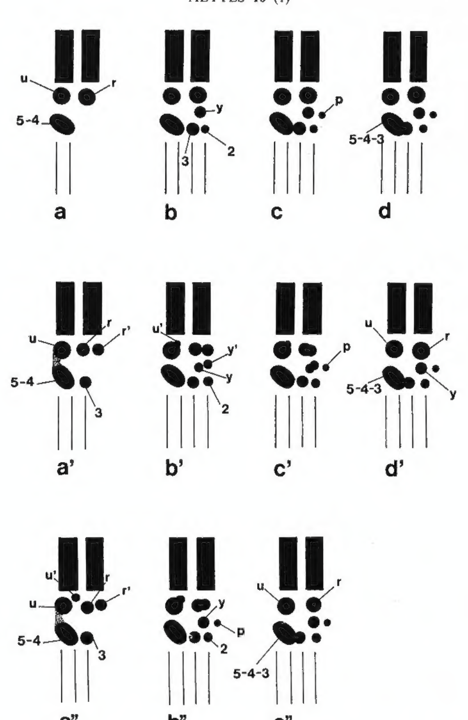


Fig. 3. — Secuencias esquemáticas del desarrollo del carpo. a, b, c y d, *Pleurodema cinerea*; a', b', c' y d', *Phyllomedusa sauvagii*; a", b" y c", *Gastrotheca gracilis*. Abreviaturas: ver Apéndice II.

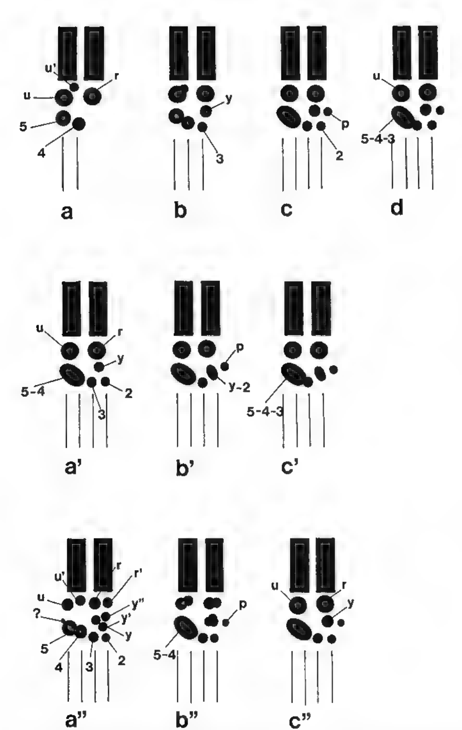


Fig. 4. — Secuencias esquemáticas del desarrollo del carpo. a, b, c y d, *Dermatonotus muelleri*; a', b' y c', *Leptodactylus latinasus*; a", b" y c", *Telmatobufo venustus*. Abreviaturas, ver Apéndice II.



Fig. 5. — Primeros elementos carpales diferenciados en *Pleurodema borellii*. Abreviaturas: ver Apéndice II.

Lo mismo ocurre durante el desarrollo carpal de *Pleurodema borellii*, *Leptodactylus chaquensis*, *Bufo paracnemis* y *Bufo spinulosus*.

Phyllomedusa sauvagii

En el primer estadio observado se encuentran diferenciados: ulnar, carpal distal 5-4, carpal distal 3, dos elementos redondeados, radial (el posterior) y radial' (el anterior) y los metacarpales V, IV y III, siendo el IV el más desarrollado. También puede observarse que ulnar y carpal distal 5-4 se encuentran todavía conectados por un puente cartilaginoso (fig.



Fig. 6. — Primeros elementos carpales diferenciados en *Phyllomedusa sauvagii*. Abreviaturas, ver Apéndice II.

3a′ y 6). En una etapa posterior, se observa que a partir del ulnar se ha desarrollado una condrificación lateral (ulnar′) orientada hacia el extremo del radio, se han diferenciado el carpal distal 2, metacarpal II, dos elementos (*y* e *y′*) superpuestos en posición correspondiente al elemento *y* y se produce la aproximación de radial y radial′ (fig. 3b′ y 7). Posteriormente comienza la fusión de los núcleos radial y radial′ y elementos *y* e *y′* y se diferencia el elemento proximal del prepollex (fig. 3c′). Finalmente, en el estadio 42 de GOSNER (1960) se ha producido la fusión del carpal distal 3 con el carpal distal 5-4, se observa un elemento radial, un elemento *y* y el ulnar ya no muestra la proyección ulnar′, al igual que en las formas adultas (fig. 3d′).

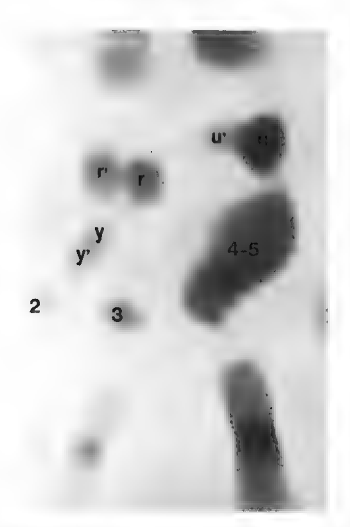


Fig. 7. – Aparición del elemento ulnar' como una proyección a partir del ulnar en *Phyllomedusa sauvagii*. Abreviaturas: ver Apéndice II

Lo mismo ocurre durante el desarrollo carpal de *Ololygon acuminata* y *Ololygon nasica*.

Gastrotheca gracilis

En el primer estadio de desarrollo observado están presentes ulnar, ulnar' (más pequeño e independiente), carpal distal 5-4, carpal distal 3, radial, radial', metacarpales V, IV y III. Entre ulnar y carpal distal 5-4 existe todavía una conexión cartilaginosa (fig. 3a" y 8). Posteriormente comienza la fusión de ulnar y ulnar', radial y radial' y se diferencian el carpal distal 2, metacarpal II, elemento *y* y elemento proximal del prepollex. Finalmente,

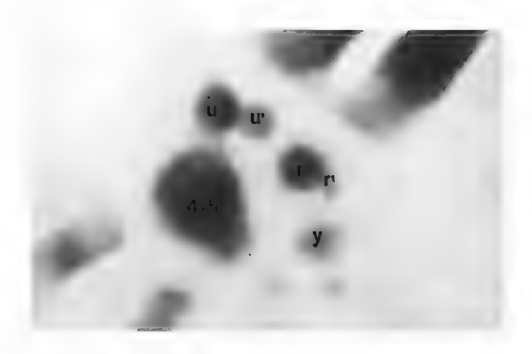


Fig. 8 · Diferenciación de los primeros elementos carpales en *Gastrotheca gracilis* Abreviaturas ver Apéndice II.

en el estadio 42 de GOSNER (1960), se ha producido la fusión del carpal distal 3 con el carpal distal 5-4 y se observan como elementos únicos ulnar y radial, al igual que en el adulto.

Lo mismo ocurre en *Odontophrynus americanus* y *O. lavillai.*

Dermatonotus muelleri

En el primer estadio analizado se encuentran diferenciados ulnar, ulnar', carpal distal 5, carpal distal 4, radial y metacarpales V y IV. El ulnar y los carpales distales 5 y 4 se encuentran unidos por conexiones cartilaginosas (fig. 4a y 9). Posteriormente se produce la fusión de los elementos ulnar y ulnar' y carpal distal 5 y carpal distal 4 y se diferencian el elemento *y*, carpal distal 3 y metacarpal III (fig. 4b). En un próximo estadio aparecen el carpal distal 2, metacarpal II y elemento proximal del prepollex (fig. 4c). Finalmente, en el estadio 42 de GOSNER (1960), luego de la fusión del carpal distal 3 con el carpal distal 5-4 se ha definido la morfología característica del adulto (fig. 4d).

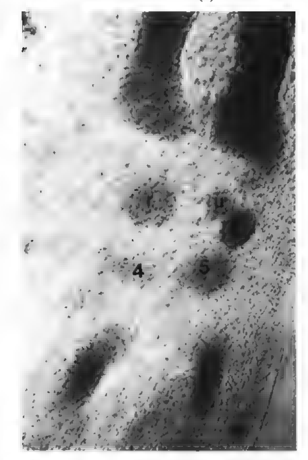


Fig. 9. Diferenciación de los carpales distales 5 y 4 en forma independiente en *Dermatonotus muelleri*. Abreviaturas: ver Apéndice II.

Secuencia observada en una especie cuyo adulto presenta la morfología carpal E

Leptodactylus latinasus

La secuencia en la diferenciación de elementos es semejante a la descripta en *Pleurodema cinerea* (fig. 3a-b y 4a'). Sin embargo, una vez que todos los elementos están presentes se produce la fusión del elemento *y* y carpal distal 2 (fig. 4b'). Posteriormente comienza la unión del carpal distal 3 con el carpal distal 5-4 con la que queda definida la morfologia que presenta el adulto (fig. 4c')

Secuencia observada en una especie cuyo adulto presenta la morfología carpal B

Telmatobufo venustus

En el primer estadio de desarrollo carpal analizado aparecen numerosos elementos ulnar y ulnar', prácticamente de igual tamaño; radial y radial', unidos en su parte proximal

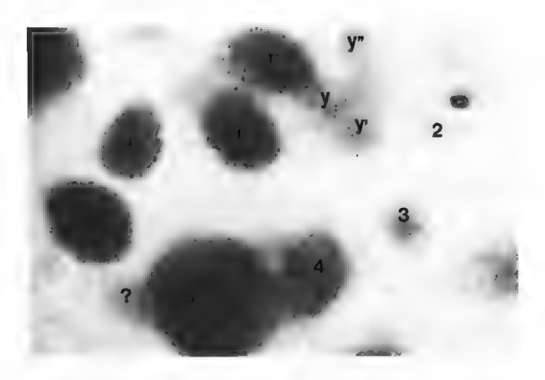


Fig. 10 – Diferenciación de los elementos carpales en *Telmatobufo venustus*. Se observa la presencia de varios núcleos que constituiran el elemento *y* del adulto A diferencia de las otras especies analizadas, el elemento ulnar' es casi del mismo tamaño que el ulnar Abreviaturas ver Apéndice II

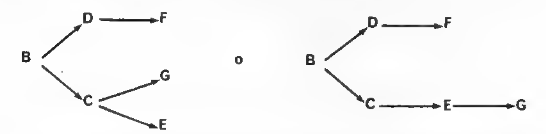
por una lámina cartilaginosa, carpal distal 5-4 con tres núcleos cartilaginosos. los dos mayores corresponderian a los carpales distales 5 y 4 y el tercero, más pequeño (?) es dificil de interpretar; tres elementos *y*, *y'* e *y"*, dispuestos en distintos planos; carpal distal 3, carpal distal 2 y los metacarpales V, IV, III y II (fig 4 a" y 10). En una etapa posterior se diferencia el elemento proximal del prepollex, comienzan a fusionarse ulnar y ulnar', radial y radial' y elementos *y*, *y'* e *y"*, y no se reconocen ya núcleos distintos en el carpal distal 5-4 (fig. 4b"). Finalmente, en el estadio 42 de GOSNER (1960) se encuentra definida la morfologia B del adulto (fig. 4c").

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

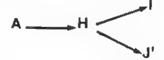
Como antes se ha mencionado, existen algunos análisis filogenéticos en los que se han considerado como estados de carácter las morfologías carpales adultas, y en la mayoría de los casos se coincidió en establecer como apomórfica la reducción del número de elementos, sea por pérdida o fusión.

ANDERSEN (1978), analizó el carpo de casi cuarenta especies de anuros y reconoció cinco estados de carácter a los cuales polarizó, en un intento de hipotetizar sobre la evolución carpal en los anuros. Lamentablemente, al no incorporar a sus resultados morfologías descriptas por otros autores, su hipótesis resulta incompleta.

LIEM (1970) analizó la filogenia de los Hyperoliinae y Rhacophorinae y DREWES (1984) lo hizo en los Hyperoliinae. Ambos observaron la presencia de las morfologías carpales B y C de este trabajo, a las que consideraron como estados de carácter. LIEM (1970) las polarizó estableciendo que el estado plesiomórfico era el B, utilizando el criterio de comparación con el grupo externo; mientras que DREWES (1984) hizo lo contrario, es decir que C representa el estado plesiomórfico pues argumentó que la morfología B en los Hyperoliinae es apomórfica por estar asociada a otros caracteres pedomórficos (estructura cartilaginosa del carpo). Posteriormente, LAURENT & FABREZI (1990) elaboraron una hipótesis de polaridad de las morfologías presentes en los Ranoideos (Arthroleptidae y Ranidae, excepto Mantellinae) considerando que los estados apomórficos se suceden por la asociación de uno o más elementos en dos direcciones distintas, a partir de un estado plesiomórfico B y que fue representada de la siguiente manera:



También en los Pipoidea, CANNATELLA & TRUEB (1988 a-b) han polarizado las cuatro morfologías presentes, considerando que los estados apomórficos resultan de la asociación de elementos planteando la siguiente hipótesis:



J' es la morfología descripta por estos autores para *Pipa parva* y *Pipa myersi*. Sin embargo, como se ha mencionado en RESULTADOS en el presente trabajo se describe la morfología J para *Pipa parva* de una manera ligeramente diferente a J', ya que no se observa un carpal distal 3 en forma libre sino fusionado al elemento *y*-carpal distal 2. Este hecho conduciría a plantear una hipótesis distinta de la siguiente manera:



El análisis del carpo en especies de distintas familias y la revisión bibliográfica aquí realizados, conducen a la definición de diez morfologías diferentes del carpo de los anuros. Seis de ellas fueron polarizadas por LAURENT & FABREZI (1990) para los Ranoideos, constituyendo una serie de transformación en la que se fusionan sólo elementos distales, mientras que las otras cuatro fueron polarizadas por CANNATELLA & TRUEB (1988 a-b) para los Pipoideos en una serie de transformación en la que están involucrados en las fusiones también los elementos proximales. Se espera que de la fusión de ambas hipótesis resulte una polaridad de las morfologías carpales para todos los anuros, pero surge inmediatamente el problema de la aparición en distintas familias de estados plesiomórficos y apomórficos semejantes (por ejemplo: B y C en Arthroleptidae, Myobatrachidae, Leptodactylidae y Sooglossidae; C y E en Ranidae, Leptodactylidae y Microhylidae), que no permite extender las hipótesis propuestas para Pipoideos y Ranoideos al conjunto de los anuros.

Esta dificultad de interpretar las relaciones filogenéticas de las distintas morfologías carpales puede deberse a que el carpo adulto no es un carácter que pueda ser útil en este tipo de análisis o bien que el carpo adulto no muestra toda la información necesaria para hipotetizar sobre ellas.

Del análisis realizado en algunas especies sobre desarrollo carpal se desprende que idénticas morfologías adultas no son producto de idénticas secuencias ontogenéticas y muy probablemente es en la ontogenia en donde se pueda encontrar la información necesaria acerca de la evolución carpal en los anuros. A continuación se puntualiza en algunos de los aspectos curiosos que surgen del análisis del desarrollo carpal.

ULNAR

Se ha observado que el ulnar del adulto puede ser producto de la diferenciación de un solo núcleo cartilaginoso (ulnar), como en *Pleurodema cinerea*, *Leptodactylus latinasus* y otras especies o producto de la fusión de dos núcleos (ulnar y ulnar') que se diferencian en forma independiente como en *Gastrotheca gracilis*, *Dermatonotus muelleri*, *Telmatobufo venustus* y otras especies, o continua como en *Phyllomedusa sauvagii* y otras especies. En todos los casos se ha mantenido el criterio de considerar como ulnar, al núcleo cartilaginoso que aparece conectado por un puente cartilaginoso al carpal distal 5 o carpal distal 5-4 y en algunos casos, también puede mostrar relación con el extremo de la ulna.

En el caso de los anuros, SHUBIN & ALBERCH (1986) describen el origen del ulnar a partir de un único elemento, DE SAINT-AUBIN (1981) lo describe a partir de la fusión del ulnar e intermedio y SCHMALHAUSEN (1907) a partir de la fusión de ulnar, intermedio y pisiforme. De acuerdo al modelo de desarrollo de la extremidad de los tetrápodos de SHUBIN & ALBERCH (1986), el intermedio se segmenta junto con el ulnar del extremo ramificado de la ulna, a partir del ulnar se diferencian los carpales distales y los dedos, mientras que a partir del intermedio se diferencian los centrales. El pisiforme se diferencia a partir de una condensación *de novo*, que en el caso de los reptiles (MÜLLER & ALBERCH, 1990) aparece en posición postaxial con respecto al ulnar.

De acuerdo a estos argumentos, es muy difícil interpretar el significado del elemento denominado ulnar'. Si el ulnar' corresponde al pisiforme, por su origen topográfico no sería homólogo al de los reptiles y tampoco se podría decir que representa una condensación *de novo* pues se ha visto su origen a partir del ulnar. Si el ulnar' es atribuído al intermedio (topográficamente sería más acertado), habría que plantear que a diferencia del resto de los tetrápodos el intermedio de los anuros no se segmenta a partir del extremo ramificado de la ulna sino que se desprende del ulnar (ya diferenciado de la ulna), es decir, el intermedio se diferencia tardiamente (un problema de heterocronía) en algunas especies y en otras no lo hace. Aunque sin bases concretas, se considera que profundizar en el análisis de desarrollo carpal puede conducir a dilucidar el problema del intermedio en este grupo.

Aunque la interpretación correcta de la identidad del ulnar' quede planteada para futuros estudios, lo cierto es que el análisis aquí realizado permite definir la existencia de dos estados de carácter (0 ulnar + ulnar' = ulnar; 1: ulnar = ulnar) en la estructura del ulnar de los anuros, cuya polaridad todavía es arriesgado plantear.

Radial y elemento *y*

En algunas especies se ha descripto el origen del radial a partir de un solo núcleo cartilaginoso (*Pleurodema* spp., *Bufo* spp., *Leptodactylus* spp. y *Dermatonotus muelleri*), mientras que en las restantes se describe el origen del radial a partir de la fusión de dos núcleos (radial y radial'). En este último caso, se puede suponer que el elemento denominado radial' corresponde al radial externo que Shubin & Alberch (1986) sugieren representa una condensación *de novo* y que fuera observado también por Schmalhausen (1907) en otras especies.

Se puede considerar que en la estructura del radial adulto están involucrados dos estados de carácter (0: radial + radial externo = radial; 1: radial = radial). No se puede afirmar que el origen del radial externo ocurre a partir de una condensación *de novo*, tampoco se puede decir que el radial externo se origina en relación al esbozo preaxial del cual se segmenta el radial, pero su presencia en el desarrollo de algunas especies "primitivas" (*Pelobates fuscus*: Schmalhausen, 1907; *Ascaphus truei*: Ritland, 1951) pueden indicar que representa una condición plesiomórfica.

Con respecto al origen del elemento *y* también existe controversia. Shubin & Alberch (1986) afirman que en los tetrápodos, el elemento *y* se origina por segmentación del segmento preaxial, de acuerdo a esto el elemento *y* del adulto es uno solo. En los anuros, se ha observado que el origen del elemento *y* puede ser a partir de uno (*y*), dos ($y + y'$) o tres ($y + y' + y''$) núcleos cartilaginosos, a los que algunos autores (Schmalhausen, 1907; Holmgren, 1933, De Saint-Aubin, 1981) reconocen como centrales. De acuerdo al modelo de Shubin & Alberch (1986), no se los podría denominar centrales, pues estos últimos se originan a partir de ramificaciones del intermedio en los restantes tetrápodos y aunque en algunos anuros se comprobara la existencia de un intermedio, no se ha observado relacion alguna entre estos elementos (y' e y'') con el segmento postaxial. Podría sugerirse que y' e y'' se originan del segmento preaxial o como condensaciones *de novo*, pero todavía se requiere profundizar este punto.

DIFERENCIACIÓN DE LOS CARPALES DISTALES

La secuencia de diferenciación de los carpales distales es posterior a anterior: esto se observa claramente en *Dermatonotus muelleri* y coincide con el modelo propuesto por SHUBIN & ALBERCH (1986). En el caso de *D. muelleri*, los carpales distales se diferencian como núcleos individuales que se van fusionando durante el desarrollo (carpal distal 5 + carpal distal 4 = carpal distal 5-4; carpal distal 5-4 + carpal distal 3 = carpal distal 5-4-3). SHUBIN & ALBERCH (1986) definen las fusiones de elementos individuales como fusiones secundarias, mientras que caracterizan a las fusiones primarias como la no segmentación de elementos de un mismo esbozo cartilaginoso. Esta última categoría ha sido observada en la diferenciación de los carpales distales 5 y 4 que, en el desarrollo de casi todas las especies que se han analizado aquí, aparecen formando el carpal distal 5-4 por una fusión primaria.

Otros ejemplos de fusiones secundarias que se han observado en este trabajo son: carpal distal 5-4 + carpal distal 3 = carpal distal 5-4-3; elemento *y* + carpal distal 2 = elemento *y*-carpal distal 2.

Las fusiones secundarias y/o primarias se han supuesto al definir las morfologías carpales adultas ya que se ha considerado en cada una de ellas que la reducción en el número de carpales individuales corresponde a la fusión de dichos elementos durante la ontogenia y por lo tanto representan apomorfías.

VARIABILIDAD

Debido al escaso número de ejemplares analizados por especie, es difícil discutir la variabilidad que puede observarse en la configuración carpal desde el punto de vista: (1) de las formas adultas de una misma especie; (2) en su desarrollo en una misma especie; (3) en cuanto a la aparición de anomalías. Sin embargo, existen algunas investigaciones al respecto que permiten formular algunos comentarios.

Variaciones en el carpo de formas adultas de una misma especie

Las únicas variaciones observadas en el caso de las especies en las que se analizaron varios especímenes procedentes de distintas poblaciones (por ejemplo *Physalaemus biligonigerus*) se relacionan con el grado de osificación de los componentes carpales y de los elementos del prepollex. En todos los casos, se analizaron ambas extremidades y no se observaron diferencias destacables en la configuración carpal.

Tanto las descripciones de HOWES & RIDEWOOD (1888) como las de ANDERSEN (1978) coinciden en la mayor parte de los casos con las observaciones de este trabajo. En el caso del carpo de *Rhinoderma darwinii*, ANDERSEN (1978) describe la fusión del radial con el elemento *y*, que no fue observada por HOWES & RIDEWOOD (1888) ni en este trabajo.

En el caso de los Arthroleptinae y Astylosterninae, LAURENT (1940, 1941 a, 1942 a, 1944) describió los tipos carpales B, D y F. Sin embargo sus observaciones fueron rechazadas por DREWES (1984), quien sostuvo que tanto los Arthroleptinae como los

Astylosterninae presentaban el carpal distal 3 fusionado al carpal distal 5-4. Posteriormente LAURENT & FABREZI (1985, 1990) revisaron la estructura carpal en especies de estas subfamilias ratificando las observaciones de LAURENT (1940, 1941 a, 1942 a, 1944).

Como se ha mencionado en RESULTADOS, la descripción del carpo de *Pipa parva* difiere a la realizada por CANNATELLA & TRUEB (1988 a-b) ya que estos autores observaron la presencia del carpal distal 3 en forma libre, mientras que en este trabajo fue observado fusionado al carpal distal 2-elemento *y*. Lamentablemente, sólo se analizó un especímen de esta especie, hecho que permite sugerir que es más probable que exista un error de descripción y no variación intraespecífica.

GOLLMANN (1991) realizó el análisis osteológico de 219 especímenes de *Geocrinia laevis*, *G. victoriana* e híbridos entre ambas especies y observó que la configuración característica del carpo corresponde al tipo B. Sin embargo, 12 ejemplares (6 pertenecientes a poblaciones de *G. victoriana*, 5 a poblaciones de híbridos y 1 a *G. laevis*) mostraron variaciones estructurales, en la mitad de los casos simétricas, en la configuración carpal. Las variaciones que GOLLMANN (1991) describe son: (1) fusión de carpales distales 2 y 3, (2) fusión de carpales distales 3, 4 y 5; (3) fusión de radial y elemento *y*; (4) fusión de carpal distal 3 y metacarpal III. De todas ellas, sólo la segunda corresponde a una configuración típica de formas adultas de otros taxa (configuración C); según GOLLMANN (1991), la primera es frecuente en *Uperoleia rugosa*. Estas variaciones a nivel de la estructura carpal aparentemente son independientes de aquellas observadas a nivel del tarso (en el que se observó mayor número de desviaciones del patrón normal) y de la columna vertebral, y probablemente se deban a factores hereditarios o factores que afectan el desarrollo durante la vida larval. Sin embargo cabe tener en cuenta que la aparición de estas variaciones carpales en forma simétrica en algunos casos puede estar reflejando algo más complejo que una simple anormalidad morfológica.

Probablemente, debido a que la información sobre las distintas morfologías carpales adultas todavía es reducida en relación al número de especies que conforman el orden y al número de ejemplares analizados por especie, no surgen evidencias que lleven a suponer que las mismas puedan variar en forma considerable en una misma especie. Sin embargo, un análisis de ese tipo sería necesario realizar, especialmente en especies de aquellos géneros que presentan dos configuraciones carpales diferentes (por ejemplo *Leptodactylus* spp., *Phrynobatrachus* spp. y *Pipa* spp.), ya que en las mismas podrían aparecer morfologías que representen estados intermedios.

Variaciones en el desarrollo del carpo en una misma especie

En este trabajo, se analizaron especies cuyo desarrollo carpal no había sido estudiado por otros autores. Aunque no se obtuvieron series completas para cada una de ellas y en muy pocos casos se contó con ejemplares que procedían de distintas poblaciones, no se observaron diferencias en cuanto al desarrollo carpal para cada especie. Sin embargo, no es posible sugerir alguna idea sobre la variabilidad de los patrones de desarrollo carpal en las distintas especies de anuros pues la información existente hasta el momento es contradictoria y confusa.

En la Tabla I se resume la información existente sobre el número de componentes esqueléticos que participarían en la formación de los elementos carpales definitivos en diferentes especies. Aparentemente, podría suponerse que existe una gran variación en cuanto al número de componentes embrionarios de cada carpal en una misma especie. Sin embargo, el análisis cauteloso de dicha información deja entrever la necesidad de unificar criterios en cuanto a la interpretación de los componentes embrionarios del carpo y sus límites, y técnicas de preparación de material ya que las diferencias observadas por los distintos autores podrían estar fundadas en esos aspectos, aunque no se descarta la posibilidad de que exista variabilidad intraespecífica en mi desarrollo

Variaciones debidas a anomalías que afectan la estructura carpal

No se detectaron estructuras carpales asimétricas o anormales en los preparados osteológicos analizados en el presente trabajo.

Algunos investigadores (DUBOIS, 1968, 1974, 1977, 1979, 1984, DUBOIS & VACHARD, 1969, 1971; DUBOIS & THIREAU, 1972; DUBOIS & FISCHER, 1975) describen anomalías en las extremidades en *Leptodactylus* sp., *Bufo* sp. y *Rana* spp., relacionadas con el número de dedos (ectrodactilia, polidactilia, sindactilia), con la longitud de los mismos (hipofalangia, hiperfalangia), disposición de las falanges (clinodactilia) y grado de desarrollo de los miembros (braquimelia y polimelia). El estudio de estas anomalías y su frecuencia de aparición en distintas poblaciones naturales conducen a estos autores a sugerir que el origen de las anomalías puede deberse a factores genéticos, agentes exógenos (químicos u otros) que actúan durante la diferenciación de los miembros en la larva, o a la acción de lesiones y procesos de regeneración. La mayor frecuencia de estas anormalidades ocurre a nivel de las extremidades posteriores y en algunos casos son simétricas. También PERI & WILLIAMS (1988) describen un ejemplar de *Pseudis paradoxa* con extremidades posteriores supernumerarias pero reducidas sólo a los segmentos proximales (femur, tibio-fibula). A nivel del carpo, son muy pocas las anormalidades descriptas, la fusión del carpal distal 2 con el metacarpal II y la base del prepollex que describen HOWES & RIDEWOOD (1888) en *Atelopus cruciger* probablemente corresponda a ello.

SHUBIN & ALBERCH (1986) mencionan experimentos realizados desagregando y recombinando mesodermo del esbozo de la extremidad posterior de aves que resulta en distintas morfologias debido a la alteración de los procesos de ramificación y segmentación propios del desarrollo de la extremidad También citan otras experiencias realizadas en embriones de urodelos en los que se alteran las segmentaciones y ramificaciones del arco digital, impidiendo así la diferenciación de los dedos, por la inhibición con colchicina de los procesos mitóticos en los cartílagos de los esbozos de las extremidades.

CONCLUSIÓN

Existen al menos diez morfologías carpales adultas en el conjunto de los anuros, que pueden ser definidas en base a la asociación de elementos individuales Estas no

Tabla I. Lista de especies y autores que analizaron el desarrollo carpal. Como puede observarse, el número de especies estudiadas todavía es muy reducido. Además, la información existente sobre origen de los elementos carpales es contradictoria, aun para el caso de una misma especie.

Elemento del adulto	Número de elementos embrionarios	Especies estudiadas
Ulnar	3 elementos	*Pelobates fuscus* (SCHMALHAUSEN, 1907)
	2 elementos	*Bufo* sp. (HOLMGREN, 1933)
		Bufo bufo (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Bufo viridis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Hyla chinensis (HOLMGREN, 1933)
		Hyperolius spinigularis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Pelobates fuscus (HOLMGREN, 1933)
		Rana temporaria (HOLMGREN, 1933)
		Telmatobius jelskii (HOLMGREN, 1933)
		Xenopus laevis (HOLMGREN, 1933; DE SAINT-AUBIN, 1981)
	1 elemento	*Bombina* sp. (HOLMGREN, 1933)
		Xenopus laevis (SHUBIN & ALBERCH, 1986)
Radial	3 elementos	*Pelobates fuscus* (SCHMALHAUSEN, 1907; HOLMGREN, 1933)
	2 elementos	*Bombina* sp. (HOLMGREN, 1933)
		Bufo sp (HOLMGREN, 1933)
		Bufo bufo (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Bufo viridis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Hyla chinensis (HOLMGREN, 1933)
		Hyperolius spinigularis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Rana temporaria (HOLMGREN, 1933)
		Telmatobius jelskii (HOLMGREN, 1933)
		Xenopus laevis (HOLMGREN, 1933; DE SAINT-AUBIN, 1981)
	1 elemento	*Xenopus laevis* (SHUBIN & ALBERCH, 1986)
Elemento *y*	3 elementos	*Hyperolius spinigularis* (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Pelobates fuscus (SCHMALHAUSEN, 1907)
		Xenopus laevis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
	2 elementos	*Bombina* sp. (HOLMGREN, 1933)
		Bufo sp. (HOLMGREN, 1933)
		Bufo bufo (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Bufo viridis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Hyla chinensis (HOLMGREN, 1933)
		Pelobates fuscus (HOLMGREN, 1933)
		Rana temporaria (HOLMGREN, 1933)
		Telmatobius jelskii (HOLMGREN, 1933)
		Xenopus laevis (HOLMGREN, 1933)
	1 elemento	*Xenopus laevis* (SHUBIN & ALBERCH, 1986)

Carpal distal 5	4 elementos	*Xenopus laevis* (HOLMGREN, 1933)
	3 elementos	*Bombina* sp. (HOLMGREN, 1933)
		Pelobates fuscus (HOLMGREN, 1933)
	2 elementos	*Pelobates fuscus* (SCHMALHAUSEN, 1907)
		Xenopus laevis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
	1 elemento	*Xenopus laevis* (SHUBIN & ALBERCH, 1986)
Carpal distal 4	2 elementos	*Bombina* sp. (HOLMGREN, 1933)
		Pelobates fuscus (SCHMALHAUSEN, 1907; HOLMGREN, 1933)
		Xenopus laevis (HOLMGREN, 1933; DE SAINT-AUBIN, 1981)
	1 elemento	*Xenopus laevis* (SHUBIN & ALBERCH, 1986)
Carpal distal 5-4	5 elementos	*Bufo* sp. (HOLMGREN, 1933)
	4 elementos	*Bufo bufo* (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Bufo viridis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
		Hyperolius spinigularis (DE SAINT-AUBIN, 1981)
Carpal distal 5-4-3	6 elementos	*Rana temporaria* (HOLMGREN, 1933)
		Telmatobius jelskii (HOLMGREN, 1933)
	5 elementos	*Bufo* sp. (HOLMGREN, 1933)
		Hyla chinensis (HOLMGREN, 1933)

representan en si mismas estados de carácter que puedan ser polarizados en el análisis filogenético del orden ya que surgen evidencias ontogenéticas que indican que en la evolución carpal de los anuros existen problemas complejos en el origen del ulnar, radial y elemento *y*.

RESUMEN

Se definen diez morfologías en adultos en base a fusiones de elementos carpales individuales y se describe la secuencia de desarrollo en tres de ellas. Los resultados muestran que la morfología carpal adulta no es un carácter válido en el análisis filogenético ya que idénticas morfologías adultas difieren en el número de componentes embrionarios que constituirán el ulnar, radial y elemento *y*.

AGRADECIMIENTOS

A los Dres. Raymond F. LAURENT y Pere ALBERCH por las opiniones y sugerencias realizadas sobre el artículo. A la Fundación Miguel Lillo y al Dr. Raymond F. LAURENT por facilitar el material de estudio. Al Proyecto de Investigación y Desarrollo 3-055600/88 del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por la financiación de esta investigación.

Literatura citada

Andersen, M. L., 1978. — *The comparative myology and osteology of the carpus and tarsus of selected anurans*. Lawrence, Kansas, Ph. D. Dissertation: 1-302.

Cannatella, D. & Trueb, L., 1988 a. — Evolution of pipoid frogs: morphology and phylogenetic relationships of *Pseudohymenochirus*. *J. Herpet.*, **22** (4): 439-456.

----- 1988 b. — Evolution of pipoid frogs: intergeneric relationships of the aquatic frog family Pipidae (Anura). *Zool. J. linn. Soc.*, **94**: 1-38.

Davies, M., Watson, G. F. & Miller, A., 1987. — New records of *Uperoleia* (Anura: Leptodactylidae) from Western Australia with supplementary osteological data on *Uperoleia micromeles*. *Trans. roy. Soc. south. Australia*, **111** (4): 201-202.

De Saint-Aubin, M. L., 1981. — Amphibian limb ontogeny and its bearing on the phylogeny of the group. *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch*, **19**: 175-194.

Drewes, R. C., 1984. — A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura): treefrogs of Africa, Madagascar and the Seychelles Islands. *Occ. Pap. calif. Acad. Sci.*, **139**: 1-70.

Dubois, A., 1968. — Sur deux anomalies de la grenouille verte (*Rana esculenta*). *Bull. Soc. linn. Lyon*, **37**: 316-320.

----- 1974. — Polydactylie massive, associée à la clinodactylie, dans une population de *Rana graeca*. Remarques sur la polydactylie faible et la clinodactylie chez *Bufo bufo*. (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **99**: 505-521, pl. I-II.

----- 1977. — Une mutation dominante déterminant l'apparition de diverses anomalies digitales chez *Rana temporaria* (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **102** (2): 197-213.

----- 1979. — Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana "esculenta"* complex (Amphibia, Anura). *Mitt. zool. Mus. Berlin*, **55**: 59-87, pl. I.

----- 1984. — L'anomalie P des Grenouilles vertes (complexe de *Rana* kl. *esculenta* Linné, 1758) et les anomalies voisines chez les Amphibiens. *C. r. premier Coll. internat. Pathol. Reptiles Amphibiens*, Angers, Presses de l'Université d'Angers: 215-221.

Dubois, A. & Fischer, J.-L., 1975. — Un Leptodactyle pentadactyle ectrodactyle (Amphibiens, Anoures). *Bull. Soc. linn. Lyon*, **44** (4): 111-114.

Dubois, A. & Thireau, M., 1972. — Polydactylie chez *Rana iberica* Boulenger, 1879 (Amphibiens, Anoures). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, (3), **28** (Zool. 22): 157-162.

Dubois, A. & Vachard, D. 1969. — Sur trois anomalies digitales de la Grenouille rousse (*Rana temporaria*). *C. r. Soc. Biol.*, **163**: 2225-2257.

----- 1971. — Sur la descendance d'une grenouille rousse (*Rana temporaria*) ectrodactyle. *C. r. Soc. Biol.*, **165**: 26-29.

Gollmann, G., 1991. — Osteological variation in *Geocrinia laevis*, *Geocrinia victoriana*, and their hybrid populations (Amphibia, Anura, Myobatrachinae). *Z. zool. Syst. Evol.-Forsch.*, **29**: 289-303.

Gosner, K., 1960. — A simplified table for staging anurans embryos and larvae, with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.

Holmgren, N., 1933. — On the origin of the tetrapod limb. *Acta Zool.*, Stockh., **14**: 185-295.

Howes, G. B. & Ridewood, R., 1888. — On the carpus and tarsus of the Anura. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **1888**: 141-180.

Laurent, R., 1940. — Contribution à l'ostéologie et a la systématique des Ranides africains. Première note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **34** (1): 76-96.

----- 1941 a. — Contribution a l'ostéologie et à la systématique des Ranides africains. Deuxième note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **34** (2): 192-234.

----- 1941 b. — Contribution a l'ostéologie et à la systématique des Rhacophorides africains. Première note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **34** (1): 85-111.

----- 1942 a. — Note sur l'osteologie de *Trichobatrachus robustus*. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **36** (1): 56-60.

----- 1942 b. — Note sur l'ostéologie des genres *Breviceps* et *Phrynomerus* (Batraciens). *Rev. Zool. Bot. afr.*, **35** (4): 1.

----- 1944. — Contribution à l'ostéologie et a la systématique des Rhacophorides africains. Deuxième note. *Rev. Zool. Bot. afr.*, **38** (1-2): 149-167.

LAURENT, R. & FABREZI, M., 1985. — Le carpe des Arthroleptinae. *Alytes*, **4** (3): 85-93.
----- 1990. — Further data on carpal structure in ranoid frogs. *Alytes*, **8** (2): 41-50
LIEM, S. S., 1970. — The morphology, systematics and evolution of the Old World treefrogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Field.: Zool.*, **55**: 1-145.
MÜLLER, G. & ALBERCH, P., 1990. — Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: Developmental invariance and change in the evolution of archosaur limbs. *J. Morphol.*, **203**: 151-164.
PERI, S. & WILLIAMS, J., 1988. — Anomalías osteológicas en *Hyla pulchella* y *Pseudis paradoxus platensis* (Amphibia: Anura). *Bol. Asoc. herp. arg.*, **4** (1): 4-5.
RITLAND, R. M., 1955. — Studies on the post-cranial morphology of *Ascaphus truei*. I. Skeleton and spinal nerves. *J. Morphol.*, **97**: 119-174.
SCHMALHAUSEN, J. J., 1907. — Die Entwicklung des Skelettes der vorderen Extremität der anuren Amphibien. *Anat. Anz.*, **31**: 177-187.
SHUBIN, N. & ALBERCH, P., 1986. — A morphogenetic approach on the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evol. Biol.*, **20**: 319-387.
WASSERSUG, R., 1976. — A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formaline fixed vertebrates. *Stain Tech.*, **51**: 131-134.

Corresponding editor: Alain DUBOIS.

APÉNDICE I

LISTA DE MATERIAL EXAMINADO

FML: Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
RFL: Colección personal del Dr. Raymond F. LAURENT, Tucumán.
PVIL: Colección Paleovertebrados Instituto Lillo, Tucumán

Estadios de larvas según la tabla de GOSNER (1960).

Familia BUFONIDAE

Atelopus pachyrhinus: FML 3496 (1 ejemplar).
Bufo arenarum: FML 2298 (1 ejemplar).
Bufo funereus bergheri: RFL 302 (3 ejemplares).
Bufo granulosus: FML 4408 (1 ejemplar)
Bufo kisoloensis: FML 3932 (2 ejemplares).
Bufo major: FML 1060 (1 ejemplar)
Bufo paracnemis: FML 4400 (1 ejemplar), FML 4369 (15 larvas en estadios 35 a 42).
Bufo regularis: FML 3936 (2 ejemplares), FML 3934 (1 ejemplar).
Bufo spinulosus: FML 4529 (10 larvas en estadios 34 a 42 y un juvenil).
Melanophryniscus r. rubriventris: FML 2502 (1 ejemplar), FML 1484 (1 ejemplar)

Familia DENDROBATIDAE

Colostethus subpunctatus: FML 2588 (1 ejemplar).
Phyllobates pictus: FML 3516 (1 ejemplar)

Familia Discoglossidae

Alytes cisternasii: FML 3939 (1 ejemplar).
Alytes obstetricans: PVIL s/n.col. (1 ejemplar).
Discoglossus pictus: FML 3945 (1 ejemplar).

Familia Hemisotidae

Hemisus g. guineensis: FML 1244 (1 ejemplar).

Familia Hylidae

Subfamilia Hemiphractinae

Gastrotheca gracilis: FML 2995 (1 ejemplar), FML 3816 (1 ejemplar), FML 4532 (6 larvas en estadios 35 a 40).

Subfamilia Hylinae

Argenteohyla siemersi: FML 3954 (2 ejemplares).
Hyla minuta: FML 4282 (1 ejemplar).
Hyla nana: FML 4352 (1 ejemplar)
Hyla pulchella: FML 3813 (4 ejemplares).
Hyla pulchella andina: FML 3812 (1 ejemplar).
Hyla raniceps: FML 3611 (1 ejemplares).
Hyla sp.: FML 3938 (1 ejemplar).
Ololygon acuminata: FML 4455 (4 larvas en estadios 33 y 37).
Ololygon nasica: FML 3810 (2 ejemplares), FML 4407 (1 ejemplar), FML 4457 (3 larvas en estadios 34 al 36), FML 4414 (2 larvas en estadios 37 y 40).
Phrynohyas venulosa: FML 1303 (1 ejemplar).

Subfamilia Phyllomedusinae

Agalychnis callidryas: FML 1550 (1 ejemplar).
Phyllomedusa hypochondrialis: FML 0452 (2 ejemplares).
Phyllomedusa sauvagii: FML 3822 (1 ejemplar), FML 3823 (1 ejemplar), FML 4090-4091 (30 larvas en estadios 32 a 42), FML 4095 (10 larvas en estadios 32 a 40).

Familia Leptodactylidae

Subfamilia Ceratophryinae

Ceratophrys cranwelli: FML 4066 (1 ejemplar)
Chacophrys pierottii: FML 1019 (1 ejemplar).
Lepidobatrachus laevis: FML 1090 (1 ejemplar).

Subfamilia HYLODINAE

Crossodactylus gaudichaudi: FML 2290 (1 ejemplar).
Hylodes nasus: FML 3498 (1 ejemplar).

Subfamilia LEPTODACTYLINAE

Leptodactylus bufonius: FML 1921 (1 ejemplar), FML 3890 (3 ejemplares), FML 4410 (1 ejemplar).
Leptodactylus chaquensis: FML 4406 (1 ejemplar), FML 4537 (6 larvas en estadios 37 a 42)
Leptodactylus elenae: FML 1274 (1 ejemplar)
Leptodactylus fuscus: FML 1470 (1 ejemplar), FML 3887 (1 ejemplar).
Leptodactylus gracilis: FML 2984 (1 ejemplar).
Leptodactylus laticeps: FML 2187 (1 ejemplar)
Leptodactylus latinasus: FML 3886 (2 ejemplares), FML 3891 (1 ejemplar), FML 4413 (1 ejemplar), FML 4096 (8 larvas en estadios 37 a 42).
Leptodactylus mystacinus: FML 3661 (1 ejemplar), FML 3893 (1 ejemplar), FML 3883 (1 ejemplar)
Leptodactylus ocellatus: FML 4386 (1 ejemplar).
Leptodactylus podicipinus: FML 4411 (1 ejemplar), FML 4412 (1 ejemplar).
Physalaemus biligonigerus: FML 1887 (1 ejemplar), FML 3930 (2 ejemplares), FML 1893 (2 ejemplares), FML 3824 (1 ejemplar), FML 4409 (1 ejemplar).
Physalaemus santafecinus: FML 0937 (2 ejemplares).
Pleurodema borellii: FML 0171 (1 ejemplar), FML 4404 (1 ejemplar), FML 4125 (1 ejemplar), FML 3828 (1 ejemplar), FML 4099 (15 larvas en estadios 35 a 42).
Pleurodema cinerea: FML 3785 (3 ejemplares), FML 4074 (25 larvas en estadios 34 a 42)
Pleurodema tucumana: FML 3831 (1 ejemplar), FML 2178 (1 ejemplar), FML 3834 (2 ejemplares)

Subfamilia TELMATOBIINAE

Eleutherodactylus discoidalis: FML 0462 (2 ejemplares), FML 4405 (2 ejemplares).
Hylorina sylvatica: FML 3918 (1 ejemplar).
Insuetophrynus acarpicus: FML 2886 (1 ejemplar).
Odontophrynus americanus: FML 1376 (1 ejemplar), FML 4525 (12 larvas en estadios 35 a 42), FML 4527 (4 larvas en estadios 35 a 37)
Odontophrynus lavillai: FML 3580 (2 ejemplares), FML 4499 (12 larvas en estadios 33 a 39)
Odontophrynus occidentalis: FML 1336 (2 ejemplares).
Syrrhophus nivicolimae: FML 1274 (1 ejemplar).
Telmatobufo venustus: FML 4432 (1 ejemplar), FML 4503 (5 larvas en estadios 33 a 40)

Familia MICROHYLIDAE

Subfamilia BREVICIPITINAE

Breviceps mossambicus: FML 3166 (1 ejemplar).
Breviceps poweri: FML 3165 (1 ejemplar)

Subfamilia MICROHYLINAE

Dermatonotus muelleri: FML 1074 (1 ejemplar), FML 4694 (9 larvas en estadios 35 a 42).
Elachistocleis bicolor: FML 0251 (1 ejemplar), FML 4031 (1 ejemplar).
Gastrophryne carolinensis: FML 3365 (1 ejemplar)

Gastrophryne olivacea: FML 2384 (1 ejemplar)
Hypopachus variolosus: FML 1723 (1 ejemplar)

Subfamilia PHRYNOMERINAE

Phrynomantis bifasciatus: RFL 368 (3 ejemplares)

Familia MYOBATRACHIDAE

Subfamilia MYOBATRACHINAE

Crinia signifera: FML 3778 (1 ejemplar)
Taudactylus diurnus: FML 3774 (3 ejemplares).

Subfamilia LIMNODYNASTINAE

Lechriodus fletcheri: FML 3775 (1 ejemplar)
Limnodynastes dumerilii: FML 3772 (1 ejemplar)
Limnodynastes spenceri: FML 3771 (1 ejemplar)
Limnodynastes tasmaniensis: FML 3773 (2 ejemplares).
Megistolotis lignarius: FML 3776 (1 ejemplar)
Neobatrachus pictus: FML 3777 (1 ejemplar).

Familia PELOBATIDAE

Subfamilia PELOBATINAE

Pelobates cultripes: FML 3982 (1 ejemplar).
Scaphiopus couchii: FML 1719 (1 ejemplar)

Familia PELODYTIDAE

Pelodytes punctatus: FML 3940 (1 ejemplar).

Familia PIPIDAE

Subfamilia PIPINAE

Hymenochirus boettgeri camerunensis: RFL 205b (4 ejemplares)
Pipa carvalhoi: FML 2307 (1 ejemplar).
Pipa parva. FML 2856 (1 ejemplar)

Subfamilia DACTYLETHRINAE

Xenopus fraseri: RFL 186 (3 ejemplares)
Xenopus laevis victorianus: RFL 343 (3 ejemplares).
Xenopus sp: FML 3984 (1 ejemplar), FML 3985 (3 ejemplares),FML 3986 (3 ejemplares)

Familia PSEUDIDAE

Lysapsus l. limellus: FML 0716 (1 ejemplar).
Pseudis paradoxa: FML 1055 (1 ejemplar), FML 3825 (1 ejemplar)

Familia RANIDAE

Subfamilia RHACOPHORINAE

Chiromantis rufescens: RFL 382c (2 ejemplares).

Familia RHINODERMATIDAE

Rhinoderma darwinii. FML 3694 (1 ejemplar).

APÉNDICE II

INDICE DE ABREVIATURAS UTILIZADAS EN LAS FIGURAS

ra: radio.
r. radial
ul: ulna
u: ulnar
y: elemento *y*
s: sesamoide
p: elemento proximal del prepollex.
2: carpal distal 2.
3: carpal distal 3.
4: carpal distal 4.
5. carpal distal 5.
5-4-3: carpal distal 5 + carpal distal 4 + carpal distal 3.
5-4: carpal distal 5 + carpal distal 4
y-2. elemento *y* + carpal distal 2.
y-2-3: elemento *y* + carpal distal 2 + carpal distal 3.
y-5-4-3-2: elemento *y* + carpal distal 5 + carpal distal 4 + carpal distal 3 + carpal distal 2
u-5: ulnar + carpal distal 5.
r-u-5: radial + ulnar + carpal distal 5
r'. elemento distinto al radial que se incorpora a este durante el desarrollo
u': elemento distinto al ulnar que se incorpora a este durante el desarrollo.
y': elemento distinto al *y* que se incorpora a este durante el desarrollo
y'': elemento distinto al *y* que junto al *y'* se incorpora durante el desarrollo

Alytes, 1992, **10** (1): 30.

Czechoslovak Herpetological Society

In 1992, the Czechoslovak Herpetological Society will be founded. Czechoslovak herpetologists have until now been organized only in the Herpetological Section of the Czechoslovak Zoological Society. The main purposes for the foundation of the independent Society are as follows:

(1) There are no professional herpetological institutions in Czechoslovakia. Hence, the Czechoslovak Herpetological Society (C.S.H.S.) is intended to be a platform for promotion and coordination of herpetological research (including preservation of herpetofauna) in Czechoslovakia.

(2) The Czechoslovak Herpetological Society will support the above-mentioned herpetological research both scientifically and financially. It will allow contacts among its members (for instance, by means of informational pamphlets, scientific publications, organization of annual conferences), and it will take part in education of undergraduate students interested in herpetology. The Society will encourage its members to join the international herpetological community.

(3) Membership is open both to individuals and to corporate bodies, from Czechoslovakia and from abroad, under the condition that they are interested in herpetology and follow the Statutes of the Society.

Further information may be obtained from Dr. Jiří Moravec, Department of Zoology, Národní Muzeum, Václavské nám. 68, 115 79 Praha 1, Czechoslovakia.

Alytes, 1992, **10** (1): 31-36.

Un cas de myrmécophilie inattendu: la cohabitation de l'Anoure *Kassina senegalensis* avec la fourmi *Megaponera foetens*

Alain DEJEAN & Jean-Louis AMIET

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, B P. 812, Yaoundé, Cameroun

The excavation of 12 societies of *Megaponera foetens* allowed the discovery of 8 individuals of *Kassina senegalensis* in 6 different ant-nests. The frogs were installed in the upper chambers of the nests, their intrusion being favoured by the large diameters of the entrance-galleries. The frogs were in contact with cocoons and non-aggressive workers that were nevertheless in a state of excitement due to the excavation. The gut content of some frogs did not show predation on the host ant. A survey of other microbiotops apt to shelter frogs in the locality studied gave negative results. The factors susceptible to intervene in this myrmecophily are discussed. It appears that the *M. foetens* nests constitute a shelter highly soughted out by the *Kassina*.

INTRODUCTION

En déterrant une société de *Megaponera foetens* (Fabricius, 1793) (Formicidae, Ponerinae) le 26 octobre 1988 dans une savane proche du village de Ndzi (environ 70 km au nord de Yaoundé, Cameroun), nous avons eu la surprise de trouver une grenouille, *Kassina senegalensis* (Duméril & Bibron, 1841) (Hyperoliidae), dans l'une des chambres du nid, où elle s'était manifestement réfugiée (fig 1)

Cette observation serait restée anecdotique si elle n'avait été renouvelée plusieurs fois par la suite. Dans tous les cas, la localisation de l'amphibien dans le nid de fourmis était la même, et nous n'avons relevé aucun signe d'agressivité des *Megaponera* à son égard La grenouille ne paraît pas non plus se comporter en prédateur à l'égard des fourmis. Nous donnons ci-après quelques précisions sur les protagonistes de cette association inattendue, ainsi que sur les conditions de nos observations

MATÉRIEL

Megaponera foetens appartient à la sous-famille des Ponerinae. C'est un prédateur spécialisé dans la capture des Termites Macrotermitinae La caste ouvrière est polymorphe, les minors mesurant 1 cm environ, les majors jusqu'à 2 cm Le comportement de prédation

débute par une recherche des proies, effectuée par des ouvrières éclaireuses. Dès qu'un groupe de termites (plus rarement, une termitière) est découvert par une éclaireuse, celle-ci rentre au nid en déposant une piste chimique. Elle recrute de 100 à 300 congénères, qui sortent en formant une colonne de chasse, comprenant jusqu'à 3-4 individus de front. La colonne remonte la piste tracée par l'éclaireuse. Lorsque le groupe de termites est atteint, les fourmis se dispersent pour aller chasser. Les termites tués sont réunis en tas et, la chasse finie, certaines fourmis en saisissent quelques-uns entre leurs mandibules, les autres rentrant à vide. Le retour à la fourmilière s'effectue en colonne, par la même piste qu'à l'aller (Lévieux, 1966; Longhurst, Johnson & Wood, 1978; Longhurst & Howse, 1979, Dejean & Corbara, 1990).

Les nids, établis dans le sol, sont constitués par un ensemble de cavités très groupées, descendant de 60 à 110 cm de profondeur. Ces chambres, de forme allongée, atteignent 15 à 22 cm de long sur 6 à 9 cm de large et 1 à 4 cm de hauteur. Leur nombre varie de 5 à 9 pour les sociétés de 500 ouvrières et elles communiquent entre elles par des galeries de 1 à 2 cm de diametre Elles debouchent en surface par 1 à 3 canaux de 2 à 4 cm de diamètre, permettant l'entrée des colonnes de chasse sans ralentissement Les cocons sont installés dans les chambres supérieures (moins de 30 cm de profondeur) alors que les œufs et les larves sont dans des chambres plus profondes A Ndzi, sur la zone de notre travail, la densité des nids varie de 7 à 15 par hectare (observations personnelles corroborant les résultats de Lévieux, 1976)

Lorsqu'on les perturbe, soit dans le nid, soit quand elles sont en colonne, ces fourmis stridulent et se révèlent très agressives, utilisant leurs robustes mandibules et leur aiguillon pour attaquer.

Le genre *Kassina* fait partie de la famille des Hyperoliidae (ou de la sous-famille Hyperoliinae des Arthroleptidae), dont les représentants, tous africains, ont généralement l'aspect et le mode de vie des "rainettes". Les *Kassina* font exception à la règle car la plupart des espèces vivent sur le sol, dans des milieux à végétation herbacée (savanes et steppes) ou, tout au moins, ouverte (formations de "farmbush" en zone forestière). En relation avec ce mode de vie, elles montrent une réduction ou une disparition complète des disques adhésifs digitaux.

Kassina senegalensis (fig. 2) atteint, suivant le sexe et la population considérée, une taille de 3 à 4 cm (museau-anus). Sa forme allongée, accentuée par un patron de bandes longitudinales noires sur fond gris, et la relative brièveté de ses membres postérieurs, lui confèrent un aspect caractéristique, bien adapté à un habitat terrestre et savanicole. Inapte au saut, cette espèce se déplace en marchant et montre beaucoup d'habileté à se faufiler parmi les touffes et tiges de Graminées ou à se glisser dans d'étroites cavités. Son activité est crépusculaire et nocturne

Strictement savanicole, *K. senegalensis* se reproduit dans des collections d'eau stagnante: bas-fonds marécageux, mares naturelles ou artificielles, fossés au bord des routes. Sitôt la reproduction terminée, les individus se dispersent dans les savanes environnantes.

Dans la région de Ndzi, soumise à un climat équatorial à 4 saisons (2 saisons pluvieuses alternant avec 2 saisons sèches), les *Kassina* se reproduisent au début de chaque

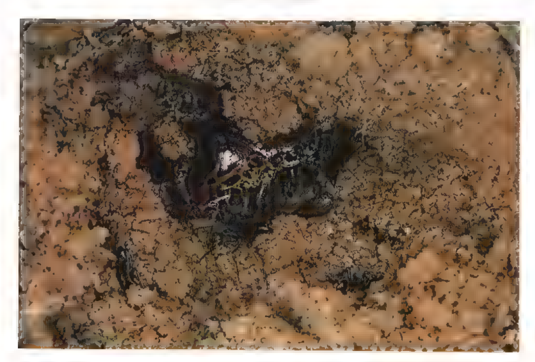


Fig. 1. — *Kassina senegalensis* au moment de la mise à jour de la galerie supérieure d'un nid de *Megaponera foetens*. Les fourmis, excitées, peuvent marcher sur le corps de la grenouille mais ne l'attaquent pas. Ndzi, Cameroun, X-88 (photo A. DEJEAN).



Fig. 2. — *Kassina senegalensis*, Minkama, Cameroun, 7-X-77 (photo J.-L. AMIET).

saison des pluies, soit en mars et septembre. Lors de la grande saison sèche (décembre-mars), des individus ont été trouvés blottis au cœur de gros "touradons" de Graminées, qui représentent peut-être le biotope d'estivation normal de l'espèce.

Lorsqu'elles sont maltraitées, les *Kassina* produisent une abondante secrétion cutanée. Cette substance, visqueuse, paraît fortement toxique car nous avons constaté que d'autres espèces d'amphibiens, soumises à de nombreux contacts avec des *Kassina* dans des sacs en plastique, ne tardaient pas à mourir.

Résultats

Nos travaux sur *M. foetens* ont nécessité la mise à jour de 12 sociétés entre octobre 1988 et mai 1990. Huit *Kassina* ont été trouvées dans 6 d'entre elles (1 dans 4 sociétés, 2 dans 2 sociétés)

Dans tous les cas, les grenouilles étaient installées dans l'une des chambres supérieures du nid, en compagnie de cocons et de nombreuses ouvrières. Ces dernières, bien protégées par leur aiguillon, ne peuvent servir de proies aux *Kassina*, pas plus que les cocons, en raison de leur immobilité Quant aux œufs et aux larves, leur localisation dans les chambres inférieures les soustrait à une éventuelle prédation par les *Kassina* car les galeries de communication avec les chambres supérieures sont trop étroites L'examen des contenus intestinaux de 3 spécimens a montré des débris d'Arthropodes divers, mais rien qui puisse se rapporter à des imagos ou à des stades pré-imaginaux de *M. foetens.*

La relation préférentielle entre *K. senegalensis* et *M. foetens*, déjà apparente dans la proportion de sociétés hébergeant une grenouille, est confirmée par les observations suivantes:

(1) aucune autre espèce d'Amphibien, y compris *Kassina decorata* (Angel, 1940), souvent syntopique de *K. senegalensis*, n'a été trouvée dans les fourmilières de *M foetens*;

(2) dans la même localité et pendant la même période, plus d'une centaine de grosses branches, troncs et souches gisant sur le sol ont été soulevés; ces abris ont fourni quelques *Bufo*, mais pas de *Kassina*;

(3) l'exploration d'environ 45 anfractuosités (terriers abandonnés, crevasses) a permis de trouver 4 *Bufo* et 3 *Arthroleptis poecilonotus* Peters, 1863 (Arthroleptidae), mais pas non plus de *Kassina*;

(4) une centaine d'excavations creusées au hasard et l'ouverture de 4 termitières de Macrotermitidae ont fourni un résultat négatif.

Il semble donc que les fourmilières de *M. foetens* constituent pour *K. senegalensis* un abri sinon exclusif, du moins recherché

Cette myrmécophilie de *K. senegalensis* est rendue possible par le comportement pacifique des fourmis à son égard. Lors de l'extraction des nids, les *Megaponera*, rendues

furieuses, s'attaquaient même au piochon utilisé pour l'excavation, qu'elles essayaient de piquer. En même temps, la grenouille mise à découvert pouvait se déplacer impunément dans la chambre qu'elle occupait, les fourmis passant sur son corps sans la piquer. On peut d'ailleurs supposer que, si les *Kassina* avaient à subir les piqûres des *Megaponera*, elles ne tenteraient pas de rentrer à l'intérieur du nid.

DISCUSSION

Les nombreuses observations que nous avons effectuées au Burundi, au Zaïre, au Cameroun et au Yucatan (Mexique) montrent que divers Anoures, des crapauds en particulier, peuvent entrer en contact avec des fourmis (*Pheidole megacephala* (Fabricius, 1793) par exemple) dans les abris qu'ils occupent, sans que celles-ci aient un comportement agressif à leur égard.

On sait aussi que, chez les fourmis champignonnistes (Myrmicinae de la tribu des Attini, limitée aux Amériques), les conduits d'aération de fort diamètre permettent la pénétration de nombreux vertébrés qui s'installent dans les poches où sont stockés les détritus: ils y trouvent un abri et se nourrissent aux dépens des insectes qui participent à la dégradation des détritus des fourmis (WEBER, 1972; HOOGMOED, 1973). Parmi ces vertébrés, GALLARDO (1964) et WEBER (1972) citent deux Anoures, *Bufo granulosus* (Spix, 1824) et *Leptodactylus* sp. (Leptodactylidae), qui ont été trouvés dans les chambres des nids d'*Acromyrmex* sp. Plus récemment, SCHLÜTER & REGÖS (1981) ont présenté une série d'arguments démontrant la présence de *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) (Leptodactylidae) dans les nids d'*Atta cephalotes* (Linné, 1758), sans toutefois apporter la preuve que l'Anoure vit effectivement mêlé aux fourmis.

Cependant, aucun des cas rapportés jusqu'ici ne concerne la cohabitation fréquente, au sein même de la fourmilière, d'un Anoure de taille modeste avec de grosses fourmis prédatrices et très agressives comme le sont les *Megaponera*.

La facilité avec laquelle les *Kassina* pénètrent et séjournent dans la fourmilière ne peut être imputée à un effet répulsif de leur sécrétion cutanée puisque, on l'a vu, les fourmis se déplacent impunément sur le corps de l'Amphibien. En revanche, on peut se demander si cette sécrétion (ou l'une de ses composantes) n'agirait pas comme une substance apaisante, ou comme un leurre chimique "mimant" l'odeur spécifique des *Megaponera* (voir à ce sujet KISTNER, 1979, et VANDER MEER & WOJCIK, 1982). SCHLÜTER & REGÖS émettent une hypothèse du même ordre, en soulignant l'odeur "aromatique" de *Lithodytes lineatus*.

L'association *Megaponera-Kassina* repose-t-elle sur un avantage mutuel ou non? En ce qui concerne l'Anoure, le microclimat du nid et la protection apportée par les fourmis peuvent constituer des facteurs favorables. Le même argument a été également évoqué par GALLARDO (1964) et par SCHLÜTER & REGÖS (1981) qui, remarquons-le, n'ont pas non plus constaté de prédation exercée par *Lithodytes* aux dépens des *Atta*. En revanche, rien ne permet de dire que les *Megaponera* tirent un quelconque avantage de la présence des *Kassina* dans leur nid.

Remerciements

Ce travail rentre dans le cadre d'un projet CAMPUS du Ministère de la Coopération française intitulé "Impact des fourmis arboricoles sur les essences tropicales d'intérêt économique". Nous sommes reconnaissants au Professeur A. Dubois de nous avoir communiqué les références de plusieurs articles intéressants. Nous remercions aussi M. Djieto Lordon pour sa participation aux fouilles.

Résumé

En extrayant 12 sociétés de la fourmi *Megaponera foetens*, 8 individus de la grenouille *Kassina senegalensis* ont été trouvés dans 6 fourmilières. Les grenouilles étaient installées dans les chambres supérieures des nids, où leur pénétration avait été rendue possible par le large diamètre des orifices d'entrée. Elles étaient en contact avec les cocons et avec les ouvrières, non agressives malgré leur état d'excitation dû aux travaux d'excavation. Le contenu intestinal de quelques grenouilles n'a pas fourni d'indice de prédation aux dépens des *Megaponera*. Une prospection des autres microbiotopes susceptibles d'abriter des *Kassina* dans la localité étudiée n'a pas donné de résultats. Les facteurs susceptibles d'intervenir dans cette myrmécophilie sont discutés. Il en ressort que les nids de *Megaponera* représentent un abri particulièrement prisé par les *Kassina*.

Références bibliographiques

Dejean, A. & Corbara, B., 1990. — La capture des proies par *Megaponera foetens* (Formicidae-Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, **6**: 157-164.

Gallardo, J. M., 1964. — Los anfibios de la Provincia de Entre Rios, Argentina, y algunas notas sobre su distribución geographica y ecologia. *Neotropica*, **10**: 23-28.

Hoogmoed, M. S., 1973. — Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam. *Biogeographica*, **4**: 1-419.

Kistner, D. H., 1979. — Social and evolutionary significance of social insects symbionts. *In*: H. R. Hermann (réd.), *Social Insects*, New York, Academic Press, **1**: 340-413.

Lévieux, J., 1966. — Note préliminaire sur les colonnes de chasse de *Megaponera foetens* F. (Hymenoptera — Formicidae). *Insectes Soc.*, **13**: 117-126.

----- 1976. — Etude de la structure du nid de quelques espèces terricoles de fourmis tropicales. *Ann. Univ. Abidjan*, (C), **12**: 23-33.

Longhurst, C. & Howse, P. E., 1979. — Foraging, recruitement and emigration in *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae) from the Nigerian Guinean savanna. *Insectes Soc.*, **26**: 204-215.

Longhurst, C., Johnson, R. A. & Wood, T. G., 1978. — Predation by *Megaponera foetens* (Fab.) (Hymenoptera: Formicidae) on termites in the Nigerian Southern Guinean savanna. *Oecologia*, **32**: 101-107.

Schlüter, A. & Regös, J., 1981. — *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae) as a dweller in nests of the leaf cutting ant *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Attini). *Amphibia-Reptilia*, **2**: 117-121.

Vander Meer, R. K. & Wojcik, D. P., 1982. — Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, **218**: 806-808.

Weber, N. A., 1972. — Gardening ants, the attines. *Mem. amer. philos. Soc.*, **92**: 1-146.

Corresponding editor: Alain Dubois.





International Journal of Batrachology
published by ISSCA

GUIDE FOR AUTHORS

Alytes publishes original papers in English, French or Spanish, in any discipline dealing with amphibians. Beside articles and notes reporting results of original research, consideration is given for publication to synthetic articles, book reviews, comments and replies, and to papers based upon original high quality illustrations (such as color or black and white photographs), showing beautiful or rare species, interesting behaviors, etc.

The title should be followed by the name(s) and address(es) of the author(s). The text should be organized as follows: English abstract, introduction, material and methods, results, discussion, conclusion, French or Spanish abstract, acknowledgements, literature cited.

Figures and tables should be mentioned in the text as follows: fig. 4 or Table IV. Figures should not exceed 16 × 24 cm. The size of the lettering should ensure its legibility after reduction. The legends of figures and tables should be assembled on a separate sheet. Each figure should be numbered using a pencil.

References in the text are to be written in capital letters (SOMEONE, 1948; SO & SO, 1987; EVERYBODY et al., 1882). References in the Literature cited section should be presented as follows:

– when in a periodical:

INGER, R. F., VORIS, H. K. & VORIS, H. H., 1974. – Genetic variation and population ecology of some Southeast Asian frogs of the genera *Bufo* and *Rana*. *Biochem. Genet.*, **12**: 121-145.

– when in a multi-authors book:

GRAF, J.-D. & POLLS PELAZ, M., 1989. – Evolutionary genetics of the *Rana esculenta* complex. *In*: R. M. DAWLEY & J. P. BOGART (eds.), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates*, Albany, The New York State Museum: 289-302.

– when a book:

BOURRET, R., 1942. – *Les Batraciens de l'Indochine*. Hanoï, Institut Océanographique de l'Indochine: i-x + 1-547, pl. I-IV.

Manuscripts should be submitted *in triplicate* either to Alain DUBOIS (address above) if dealing with amphibian morphology, systematics, biogeography, evolution, genetics or developmental biology, or to Günter GOLLMANN (address above) if dealing with amphibian population genetics, ecology, ethology or life history.

Acceptance for publication will be decided by the editors following review by at least two referees. If possible, after acceptance, a copy of the final manuscript on a diskette (preferably high density double-sided 3.5 inches, and using Microsoft Word, but any other diskette and software will do) should be sent to the Chief Editor.

No page charges are requested from author(s), but the publication of color photographs is charged. For each published paper, 25 free reprints are offered by *Alytes* to the author(s). Additional reprints may be purchased.



Published with the support of AALRAM
(Association des Amis du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, France).

Directeur de la Publication: Alain DUBOIS.

Numéro de Commission Paritaire: 64851.

Alytes, 1992, **10** (1): 1-36.

Contents

Alytes is indexed in *Biosis*, *Cambridge Scientific Abstracts*, *Current Awareness in Biological Sciences*, *Pascal*, *Referativny Zhurnal* and *The Zoological Record.*

Imprimerie F. Paillart, Abbeville, France.
Dépôt légal: 2ème trimestre 1992.